

ESPÉCIES INVASORAS DA FAMÍLIA DROSOPHILIDAE (DIPTERA, INSECTA) EM AMBIENTES DA CAATINGA DE PERNAMBUCO

CLAUDIA ROHDE¹
DIVA MARIA IZABEL DE OLIVEIRA SILVA²
JANAINA CRISTINA LOPES DE ARAÚJO JUCÁ¹
MARTÍN ALEJANDRO MONTES³
ANA CRISTINA LAUER GARCIA¹

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo Antão, Pernambuco.

² Universidade de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

³ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

RESUMO

ESPÉCIES INVASORAS DA FAMÍLIA DROSOPHILIDAE (DIPTERA, INSECTA) EM AMBIENTES DA CAATINGA DE PERNAMBUCO

Embora as invasões biológicas sejam fenômenos mundiais, poucos estudos foram desenvolvidos em ambientes tropicais, especialmente no Brasil. A escassez de dados sobre os trópicos atinge todos os processos relacionados à invasão, desde a fase de diagnóstico até a de solução de problemas, passando pela caracterização das espécies invasoras, comunidades e habitats invadidos, bem como a previsão dos impactos sobre a biodiversidade. Apresentamos o registro da presença e da distribuição de três espécies invasoras da família Drosophilidae, *Zaprionus indianus*, *Drosophila simulans* e *D. malerkotliana*. Juntas, as três espécies representaram quase metade da abundância absoluta dos indivíduos coletados nos ambientes da Caatinga de Pernambuco aqui investigados.

Termos para indexação: Drosophilidae, caatinga, invasões biológicas.

ABSTRACT

INVADER SPECIES OF DROSOPHILIDAE (DIPTERA, INSECTA) IN SEMI-ARID AREAS OF PERNAMBUCO STATE

Although biological invasions are global phenomena, few studies have been

E-mail: claudiarohde@yahoo.com.br

conducted in tropical environments, especially in Brazil. The scarcity of data on the tropics affects all processes related to invasion, from initial diagnosis to problem solving, through the characterization of invasive species, habitats and communities invaded, and the prediction of impacts on biodiversity. We present the record of the presence and distribution of three invasive species in the family Drosophilidae, *Zaprionus indianus*, *Drosophila simulans* and *D. malerkotliana*. Together, the three species accounted for almost half of the absolute abundance of individuals collected in environments of Caatinga of Pernambuco state investigated here.

Index terms: Drosophilidae, caatinga, biological invasions.

1. INTRODUÇÃO

De acordo com a Convenção da Diversidade Biológica, realizada no Rio de Janeiro em 1992, que aprovou o texto do Decreto Legislativo nº 2, de 1994, espécies exóticas invasoras podem ser plantas, animais ou quaisquer outros seres vivos que se adaptem, se reproduzam, exerçam dominância ou ameacem espécies nativas ou ecossistemas naturais. As introduções, tanto intencionais como acidentais, implicam na movimentação de espécies potencialmente invasoras. O homem pode viabilizar esse transporte para ecossistemas ou regiões onde as espécies não eram originalmente encontradas. Ainda segundo o texto da Convenção, diversidade biológica, ou biodiversidade, significa a variabilidade de organismos vivos de todas as origens, compreendendo, dentre outros, aqueles presentes nos ecossistemas terrestres, de água doce, marinhos, e nos diversos complexos ecológicos relacionados a cada um deles. Compreende, ainda, a diversidade dentro e entre espécies e dentro e entre ecossistemas.

O termo espécie exótica caracteriza aquelas espécies vindas de outros países, ou continentes. Segundo Heger & Trepl (2003), uma definição melhor de espécie exótica seria aquela com justificativa ecológica, capaz de distinguir entre as invasões biológicas e os fenômenos ecológicos similares, tais como nomadismo ou dispersão contínua da espécie. Segundo Rejmánek (1999) uma invasão ecológica ocorre quando uma espécie não nativa (potencialmente invasora) é introduzida em um ambiente, consegue vencer a resistência ecológica, estabelecer-se, proliferar e se dispersar, mantendo uma população viável e em equilíbrio, ao longo do tempo. A velocidade com que uma espécie invasora se dispersa depende dos seus atributos individuais e populacionais. Na grande maioria dos casos, ocorre uma dominância da espécie

invasora na comunidade. Essa dominância leva a uma condição ecologicamente inferior à original, com perda de biodiversidade ao nível de espécies e dos processos ecológicos.

Atualmente, o principal objetivo dos estudos das invasões biológicas é entender porque alguns organismos tornam-se invasores notórios, em detrimento de outros (Rejmánek & Richardson, 1996; Rejmánek, 1999; Kolar & Lodge, 2001). Alguns pesquisadores têm investigado como as características genéticas podem promover grande plasticidade fenotípica ou potencial para uma rápida alteração evolutiva (Sakai *et al.*, 2001). A melhor hipótese para explicar o sucesso de uma espécie invasora no novo local é o fato desta espécie escapar das restrições bióticas a que era submetida no seu local de origem (Mack *et al.*, 2000). Além disso, características como *r*-estrategista (uso pioneiro do habitat, curto tempo de geração, altas taxas de crescimento e corpo pequeno), *k*-estrategista (grande tamanho corporal, tempo de vida longo e produção de poucos descendentes), a capacidade de alternância entre as estratégias *r* e *k* e a flexibilidade ecológica são importantes determinantes para o êxito da invasão. Em novas situações, os indivíduos podem ajustar-se fisiológica ou morfológicamente, mesmo durante a fase do estabelecimento, determinando assim seu sucesso como invasor (Baker, 1965; Vermeij, 1996; Rosecchi *et al.*, 2001; David *et al.*, 2006). Quando surge a pergunta sobre qual ambiente é mais susceptível à invasão alguns autores citam o isolamento geográfico e histórico, a baixa diversidade das espécies nativas, os altos níveis de distúrbios por atividades antrópicas, a similaridade com seu habitat de origem, ou a ausência de inimigos co-adaptados, incluindo competidores, predadores, parasitas e doenças (Blatz & Moyle, 1993; Elton, 2000; Wolfe, 2002; BØhn *et al.*, 2004; Guo, 2006).

Como resultado das novas introduções, as espécies invasoras podem modificar características da nova comunidade, como a exclusão de espécies nativas, tanto por competição quanto por predação, e podem provocar impactos ecológicos, genéticos e até danos à saúde. De forma geral, as espécies invasoras causam perda de biodiversidade, especialmente em áreas protegidas e em ilhas oceânicas. Este processo traz como consequência um fenômeno chamado de homogeneização biótica, que se refere ao incremento da similaridade entre as biotas, causando a substituição de espécies nativas pelas não nativas (Mack *et al.*, 2000; Simberloff, 2001).

Invasões das espécies da família *Drosophilidae* (Diptera, Insecta) oferecem aos ecólogos, geneticistas e evolucionistas um paradoxo interessante. Como podem estes organismos adaptar-se ao novo ambiente, estabelecer-se e, às vezes, deslocar

espécies nativas, que já estavam ali presentes e adaptadas às condições locais há mais tempo? Ao se deparar com esses questionamentos, muitos autores consideram tanto as características que tornam as espécies invasoras bem sucedidas, como as características que tornam os ambientes invadidos susceptíveis à invasão e ao estabelecimento das novas espécies (Hoffmann & Parsons, 1991, 1997; Bijlsma & Loeschcke, 1997; Conner & Hartl, 2004).

Espécies de drosofilídeos podem ser estudadas, do ponto de vista genético, em relação à estrutura e função do DNA, a marcadores neutros, aos cromossomos, e aos atributos morfométricos, comportamentais e fisiológicos (Powell, 1997). O tema das invasões é especialmente interessante uma vez que as espécies de drosofilídeos têm uma variada distribuição geográfica pelo mundo e podem viver nas mais variadas condições climáticas (David & Tsacas, 1981).

Poder acompanhar a chegada de uma espécie potencialmente invasora é uma rara oportunidade para estudar a dinâmica da progressão de tal invasão. Recentemente, o continente Sul-Americano foi alvo de uma invasão biológica ocasionada pelo drosofilídeo *Zaprionus indianus*. O primeiro registro da ocorrência desta espécie no Brasil ocorreu no estado de São Paulo (Vilela, 1999). Desde então, a espécie tem aumentado muito sua área de distribuição, e em pouco tempo, já colonizava os estados de Goiás em 1999 (Tidon *et al.*, 2003), Pará em 2000 (Medeiros *et al.*, 2003) e Rio Grande do Sul em 2001 (Castro & Valente, 2001). Em outros países da América, *Z. indianus* foi coletada em 2001 no Uruguai (Goñi *et al.*, 2001), em 2002 no México (Castrezana, 2007), em 2003 no Panamá e, em 2005 e 2006, no oeste e sul dos Estados Unidos (Steck, 2005; van der Linde, 2006), o que torna esta espécie uma notável invasora. Em Pernambuco, *Z. indianus* foi amostrada, pela primeira vez, em março de 2000 (Santos *et al.*, 2003) na cidade do Recife. Ao longo dos últimos três anos (2008 a 2010) a espécie tem sido coletada em diversos locais da Caatinga de Pernambuco e na Ilha de Fernando de Noronha, conforme resultados recentes do nosso grupo de pesquisa (Oliveira *et al.*, 2009; Silva, 2010).

Apresentamos neste estudo um relato da presença e da distribuição de *Zaprionus indianus* e de outras duas espécies invasoras, *Drosophila simulans* e *D. malerkotliana* em ambientes de Caatinga do estado de Pernambuco. Juntas, as três espécies representaram quase metade da abundância absoluta dos indivíduos coletados. O significado destes achados para a manutenção das espécies nativas da família Drosophilidae é nosso principal questionamento, especialmente na Caatinga, um dos biomas menos conhecidos e estudados do Brasil. *Drosophila malerkotliana* é

considerada uma espécie tipicamente tropical, com distribuição limitada em locais com baixas temperaturas e recente colonizadora na América do Sul. No Brasil, foi registrada, pela primeira vez, em 1976 (Sene & Val, 1977). Já a *Drosophila simulans* é considerada uma espécie cosmopolita, uma vez que coloniza inúmeros ambientes em todo planeta. Foi descrita pela primeira vez, na Florida, em 1919 (Sturtevant, 1919) e no Brasil, registrada em São Paulo e Mato Grosso por Sturtevant (1920).

2. MATERIAL E MÉTODOS

A fim de conhecer melhor a fauna de drosofilídeos que ocupa a região da Caatinga de Pernambuco, coletas foram realizadas entre junho de 2008 e março de 2009 em três municípios do estado: Buíque, Serra Talhada e Triunfo, conforme dados da Tabela 1. Ao todo foram feitas 14 amostragens, em duas épocas distintas, uma entre os meses de junho e setembro (estação chuvosa) e outra entre fevereiro e março (estação seca). Em cada local amostrado foram distribuídas dez armadilhas confeccionadas segundo Tidon & Sene (1988), contendo banana como isca. As armadilhas foram distribuídas em cada local, a 20 m de distância uma da outra, e penduradas a 1,5 m do chão onde permaneceram por três dias consecutivos. Os indivíduos adultos capturados foram transferidos para vidros contendo meio de cultivo padrão. No Laboratório de Genética do Centro Acadêmico de Vitória (CAV) todos os indivíduos coletados foram contabilizados e identificados ao nível de espécie através de chaves de identificação e consulta de literatura especializada. Excepcionalmente, frutos em estado de decomposição, e contendo formas larvais de drosofilídeos, foram recolhidos dos locais estudados e levados ao laboratório para identificação das formas adultas após a eclosão. Os exemplares das espécies identificadas estão preservados no Museu de Coleções do CAV.

3. RESULTADOS

Foi coletado um total de 13.306 indivíduos da família Drosophilidae nos sete ambientes de Caatinga investigados no estado de Pernambuco. Três espécies invasoras foram muito bem amostradas: *Zaprionus indianus* (22,8%), *Drosophila simulans* (13,6%) e *D. malerkotliana* (6,4%). Na Tabela 2 estão apresentadas as frequências de cada uma destas espécies, por local e época amostrada, além das frequências das demais espécies.

Conforme apresentado no gráfico da Figura 1, cada uma das três espécies invasoras

Tabela 1. — Descrição dos locais e códigos das coletas de drosofilídeos realizadas nos ambientes de Caatinga no estado de Pernambuco, períodos de amostragem e forma de captura dos insetos.

Local de coleta	Código	Mês/ano	Estação	Forma de coleta
Área Residencial, Buíque	BUI	junho/2008	chuvosa	armadilha
		março/2009	seca	armadilha
Serra de Jerusalém, Parque Nacional do Catimbau, Buíque	JER	junho/2008	chuvosa	fruto juá ¹
		março/2009	seca	armadilha
Trilha das Conchas, Parque Nacional do Catimbau, Buíque	CON	junho/2008	chuvosa	fruto nativo ²
		março/2009	seca	armadilha
Campus da UFRPE, Serra Talhada	UAS	agosto/2008	chuvosa	armadilha
		fevereiro/2009	seca	armadilha
Instituto de Pesquisas Agronômicas, Serra Talhada	CAA	junho/2009	chuvosa	armadilha
		fevereiro/2009	seca	armadilha
Estrada de acesso ao Campus da UFRPE, Serra Talhada	RIA	junho/2009	chuvosa	armadilha
		fevereiro/2009	seca	armadilha
Pousada Baixa Verde, Triunfo	TRI	junho/2009	chuvosa	armadilha
		fevereiro/2009	seca	armadilha

¹ Fruto juá (*Ziziphus joazeiro*, Rhamnaceae).

² Eclosão de fruto nativo não identificado.

aqui destacadas (*Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malerkotliana*) teve uma representatividade diferente em relação ao total de drosofilídeos coletados na Caatinga. Destas, *Z. indianus* ocorreu em maior frequência, representando 22,8% dos indivíduos amostrados na Caatinga, seguida por *D. simulans* (13,6%) e *D. malerkotliana* (6,4%).

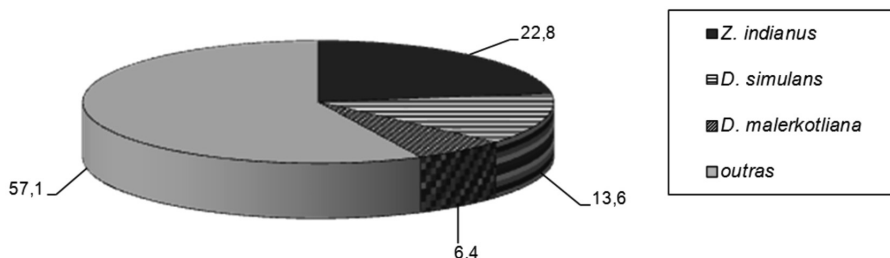


Figura 1. — Distribuição das frequências (%) das espécies *Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malerkotliana*, em relação às demais espécies coletadas na Caatinga de Pernambuco.

Tabela 2. — Variação das frequências relativas das espécies invasoras *Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malerkolliana* e das demais espécies de drosophilídeos nos locais amostrados na Caatinga de Pernambuco, em duas épocas do ano (chuva e seca).

Espécies	BUI		JER		CON		UAS		CAA		RIA		TRI		N Total (%)
	chuva	seca	chuva	seca	chuva	seca	chuva	seca	chuva	seca	chuva	seca	chuva	seca	
<i>Z. indianus</i>	9,9	16,9	4,8	7,4	58,3	0,8	21,6	22,0	22,7	35,4	31,6	46,8	2,8	9,7	3.037 (22,8)
<i>D. simulans</i>	29,7	35,6	11,1	32,0	10,4	83,8	1,6	13,8	0,6	13,3	0,7	24	21,3	33,3	1.815 (13,6)
<i>D. malerkolliana</i>	25,5	8,0	1,9	11,1	4,0	0,8	1,1	0,9	8,6	2,0	0	5,7	8,3	2,1	854 (6,4)
Total (invasoras)	726	211	168	136	883	300	248	40	863	149	695	608	549	130	5.706 (42,9)
Outras espécies	389	137	777	133	332	51	774	69	1.845	145	1.454	187	1.149	158	7.600 (57,1)
Total coletado	1.115	348	945	269	1.215	351	1.022	109	2.708	294	2.149	795	1.698	288	13.306

Nora: BUI em Buíque; JER e CON no Parque Nacional do Catimbau (Buíque); UAS, CAA e RIA em Serra Talhada; TRI em Triunfo.

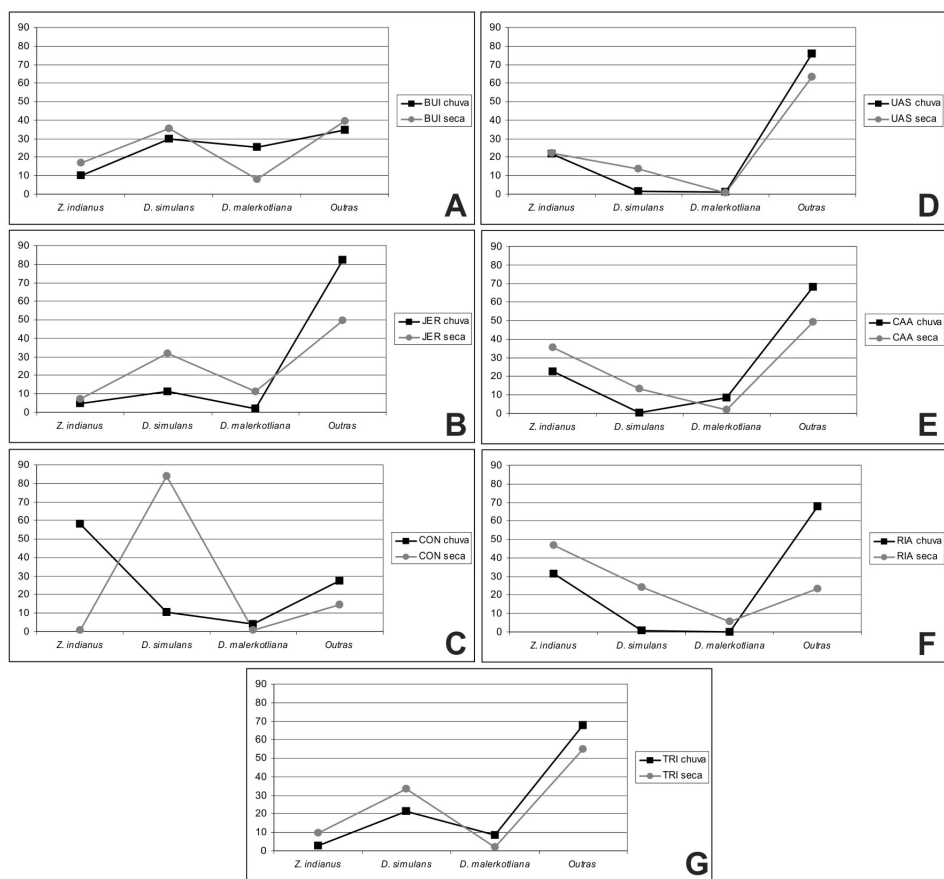


Figura 2. — Variação das frequências das espécies *Z. indianus*, *D. simulans*, *D. malerkotliana* e outras espécies, por local de coleta em Pernambuco, e por época do ano amostrada (chuva ou seca). Em A, B e C estão as amostras realizadas no município de Buíque; em D, E, e F as coletas realizadas em Serra Talhada; e em G, as coletas realizadas em Triunfo.

Juntas, estas três espécies somaram 5.706 indivíduos, correspondendo a 42,9% dos drosofilídeos amostrados. Entre as outras espécies, que juntas representaram 57,1% do total coletado, foram identificadas 20 espécies nativas (dados não mostrados) e cinco outras espécies também consideradas invasoras (*Drosophila melanogaster*, *D. ananassae*, *D. kikkawai*, *D. hydei* e *Scaptodrosophila latifasciaeformis*) todas com frequências abaixo 3% do total coletado.

Os resultados da variação das frequências de cada uma das espécies invasoras de nosso interesse (*Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malerkotliana*) e as frequências de outras espécies, estão apresentados nos gráficos da Figura 2. Os gráficos foram elaborados

por local e apresentam as variações entre duas épocas do ano distintas (estação chuvosa e estação seca).

Quando os resultados apresentados na Tabela 2 são somados e agrupados por época de coleta (chuva e seca) geram o gráfico apresentado na Figura 3. Nesta Figura é possível observar que, na estação chuvosa, a soma das frequências das três espécies invasoras (*Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malarikotliana*) foi menor (38%) do que a soma das outras espécies (62%). Já na estação seca, a variação se inverteu, e as espécies invasoras superaram (64,1%) a soma das frequências das outras espécies (35,9%).

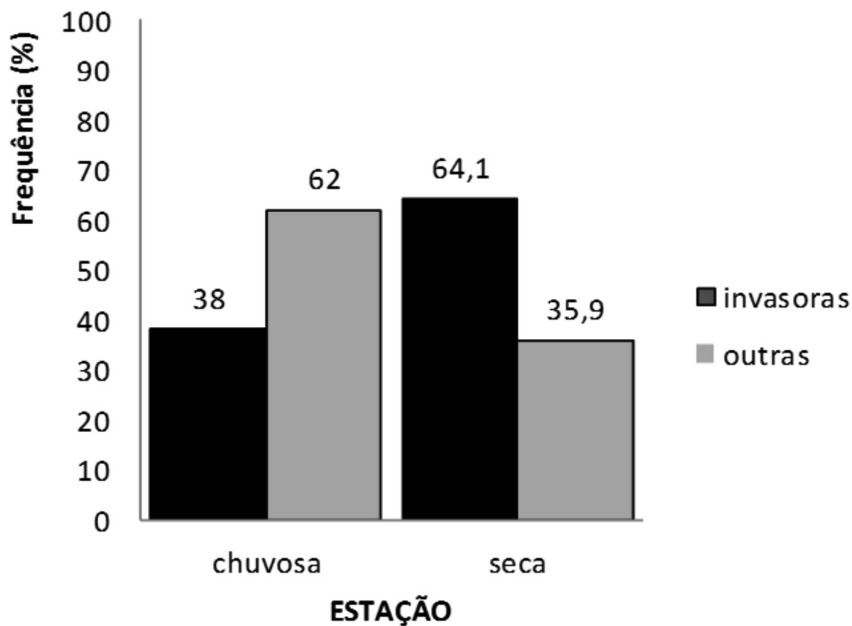


Figura 3. — Soma das frequências relativas das três espécies invasoras (*Z. indianus*, *D. simulans* e *D. malarikotliana*) e das demais espécies de drosofilídeos coletadas na estação chuvosa e na estação seca, em todos os ambientes de Caatinga de Pernambuco investigados no presente estudo.

4. DISCUSSÃO

Como pode ser visto na Tabela 2 e na Figura 1, apenas três espécies foram responsáveis por uma abundância considerável dos indivíduos coletados, ou seja, 42,9%. Os outros 57,1%, ou 7.699 indivíduos coletados, foram identificados como pertencentes a 20 diferentes espécies nativas e quatro outras espécies invasoras (dados não mostrados). Estes resultados nos permitem sugerir que *Z. indianus*

(22,8%), *D. simulans* (13,6%) e *D. malerkotliana* (6,4%), são as principais espécies exóticas de drosofilídeos nos ambientes de Caatinga investigados em Pernambuco. O resultado também reforça o grande potencial invasor e colonizador da espécie *Z. indianus* já que ela, depois de onze anos de seu primeiro registro no Brasil, se tornou a espécie exótica mais abundante a ocupar o território nacional, chegando, até mesmo, a colonizar a ilha de Fernando de Noronha, distante 360 km do continente (Oliveira *et al.*, 2009).

Uma análise detalhada dos gráficos da Figura 2, que apresentam as variações das frequências das espécies por local e época do ano amostrada, revela uma maior abundância da espécie *Z. indianus* e *D. simulans* nas coletas da estação seca (exceto *Z. indianus* na Trilha das Conchas–CON). Já *D. malerkotliana* apresentou oscilações semelhantes de suas frequências entre as duas estações, nos locais amostrados. Estes resultados contrastam com os resultados de Tidon *et al.* (2003) para *Z. indianus*. Nas coletas realizadas pelos autores no Cerrado houve preferência da espécie pela estação mais chuvosa. Entretanto, cabe salientar que, embora nossos resultados indiquem que as frequências de *Z. indianus* e *D. simulans* foram mais altas na estação seca, houve maior número de indivíduos (*Z. indianus* e *D. simulans*) nas coletas realizadas na estação chuvosa (3.397), do que na estação seca (1.455). Somando todas as espécies, foram coletados 10.852 indivíduos (81,6%) na estação chuvosa, e 2.454 (18,4%), na estação seca. De fato, as espécies de drosofilídeos têm melhor desempenho reprodutivo e adaptativo em épocas mais chuvosas do que em épocas mais secas, o que pode ser medido pelo número total de indivíduos coletados.

Houve grande variação das frequências de *Z. indianus* e *D. simulans* na coleta da Trilha das Conchas entre as duas estações. A baixa frequência de *Z. indianus* na estação seca e alta frequência na estação chuvosa parece indicar que a espécie tem grande preferência pelo fruto nativo. Da coleta do fruto nativo eclodiram 708 indivíduos de *Z. indianus*, 126 de *D. simulans* e 49 de *D. malerkotliana*. A comparação das frequências de *Z. indianus* com *D. simulans* indica que a primeira espécie foi cinco vezes mais abundante do que a segunda na coleta do fruto nativo. Por outro lado, *D. simulans* foi duas vezes mais abundante na coletada com armadilha de banana no mesmo local, na estação seca. Sabendo que as duas espécies coexistem no Parque Nacional do Catimbau, é possível que *Z. indianus* seja mais oportunista na exploração de recursos naturais nativos do que a *D. simulans*, o que justifica também sua presença em 22,8% do total de moscas coletadas, o dobro da *D. simulans*.

Frequências altas de *D. simulans* também foram encontradas em coletas

realizadas na Ilha de Fernando de Noronha, Pernambuco (dados não mostrados). Entretanto, em Noronha, as maiores frequências de *D. simulans* foram obtidas nas coletas de setembro/2009 (período posterior às chuvas) em comparação com as coletas realizadas em março/2010 (período da seca). Embora *Z. indianus* tenha sido encontrada em baixa frequência na ilha (média de 1,1%) o resultado da sua ocorrência reforça ainda mais sua grande capacidade colonizadora, pois em pouco tempo foi capaz de colonizar uma ilha distante 360 km da costa e alcançar frequências similares a outras espécies invasoras, como a *D. malarikotiana* que habita a ilha de Fernando de Noronha (Vilela & Dessen, 1985) e o continente americano há muito mais tempo.

5. CONCLUSÃO

Com exceção das coletas realizadas na Trilha das Conchas, em Buíque, todas as demais amostras feitas na Caatinga apresentaram um padrão bastante conservado das frequências das espécies, ou seja, a relação da flutuação populacional entre *Z. indianus*, *D. simulans*, *D. malarikotiana* e das demais espécies, se manteve semelhante entre si, mesmo com grande variação das condições ecológicas decorrentes da mudança da estação do ano (chuvosa e seca). Por outro lado, a coleta da Trilha das Conchas variou consideravelmente, de forma que *Z. indianus* foi muito mais frequente que *D. simulans* na estação chuvosa (com fruto nativo) e o inverso ocorreu na estação seca (com armadilha). Já as frequências de *D. malarikotiana* e das demais espécies, se manteve constante entre as estações. Muito provavelmente, as diferenças observadas entre *Z. indianus* e *D. simulans* estejam relacionadas com suas preferências adaptativas em relação ao fruto nativo coletado na época das chuvas. Estas diferenças, que se relacionam às preferências dos recursos tróficos (como frutos, flores, etc) ainda são carentes de estudos em Pernambuco, e ainda pouco conhecidos no Brasil. Entretanto, abrem caminho para novas descobertas relacionadas ao sucesso das espécies invasoras. Cabe a nós, pesquisadores, continuar com os estudos e responder às diversas perguntas que surgem dos estudos com as populações naturais, tanto com as espécies nativas quanto as invasoras.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BAKER, H.G. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (Eds.) The genetics of colonizing species. New York. Academic Press. 1965.

BIJLSMA, R. & LOESCHCKE, V. Environmental stress, adaptation and evolution. Basel. Birkhäuser Verlag. 1997.

BLATZ, D.M. & MOYLE, P.B. Invasion resistance to introduced species by a native assemblage of California stream fishes. *Ecological Applications* 3:246–255. 1993.

BØHN, T., SANDLUND, O.T., AMUNDSEN, P.A. & PRIMICERIO, R. Rapidly changing life history during invasion. *Okios* 106:138–150. 2004.

CASTREZANA, S. New records of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in North America and a key to identify some *Zaprionus* species deposited in the *Drosophila* Tucson Stock Center. *Drosophila Information Service* 90:34–36. 2007.

CASTRO, F.L. & VALENTE, V.L.S. *Zaprionus indianus* is invading Drosophilid communities in the southern Brazilian city of Porto Alegre. *Drosophila Information Service* 84:15–17. 2001.

CONNER, J.K. & HARTL, D.L. A primer of ecological genetics. Sunderland. Sinauer Associates Inc. 2004.

DAVID, J. & TSACAS, L. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: different strategies within the drosophilid family (Diptera). *Comptes rendus des seances de la Societe de Biogeographie* 57:11–26. 1981.

DAVID, J.R., ARARIPE, L.O., BITNER–MATHÉ, B.C., CAPY, P., GOÑI, B., KLACZKO, L.B., LEGOUT, H., MARTINS, M.B., VOUIDIBIO, J., YASSIN, A. & MORETEAU, B. Quantitative trait analysis and geographic variability of natural populations of *Zaprionus indianus*, a recent invader in Brazil. *Heredity* 96:53–62. 2006.

ELTON, C.S. The ecology of invasions by animals and plants. Chicago. Kluwer Academic Publishers. 2000.

GOÑI, B., FRESIA, P., CALVIÑO, M., FERREIRO, M.J., VALENTE, V.L.S. & BASSO DA SILVA, L. First record of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera Drosophilidae) in southern localities of Uruguay, South America. *Drosophila Information Service* 84:61–65. 2001.

GUO, K. Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats? *Biological Invasions* 8:1451–1459. 2006.

HEGER, T. & TREPL, L. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5:313–321. 2003.

HOFFMANN, A.A. & PARSONS, P.A. Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford. Oxford University Press. 1991.

HOFFMANN, A.A. & PARSONS, P.A. Extreme environmental change and evolution. Cambridge. Cambridge University Press. 1997.

- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199–204. 2001.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689–710. 2000.
- MEDEIROS, H.F., MARTINS, M.B. & DAVID, J.R. The extension of the geographic range of *Drosophila malerkotliana* on the American continent. *Drosophila Information Service* 86:89–92. 2003.
- OLIVEIRA, G.F., MELO, K.P.S., GARCIA, A.C.L. & ROHDE, C. First record of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in Fernando de Noronha, an Oceanic Island of Pernambuco State, Brazil. *Drosophila Information Service* 92:18–20. 2009.
- POWELL, J.R. *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: the Drosophila Model*. Oxford University Press. New York. 1997.
- REJMÁNEK, M. & RICHARDSON, D.M. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655–1661. 1996.
- REJMÁNEK, M. Invasive plants and invulnerable ecosystems. In: Sandlund, O.T., Schei, P.J. & Viken, A. (Eds.) *Invasive species and biodiversity management*. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 1999. pp.79–102.
- ROSECCHI, E., THOMAS, F. & CRIVELLI, A.J. Can life history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France. *Freshwater Biology* 46:845–853. 2001.
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., MCCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. & WELLER, S.G. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32:305–332. 2001.
- SANTOS, J.F., RIEGER, T.T., CAMPOS, S.R.C., NASCIMENTO, A.C.C., FÉLIX, P.T., SILVA, S.V.O., FREITAS, F.M.R. Colonization Northeast Region of Brazil by the drosophilid flies *Drosophila malerkotliana* and *Zaprionus indianus*, a new potential insect pest for Brazilian fruitculture. *Drosophila Information Service* 86:92–95. 2003.
- SENE, F.M. & VAL, F.C. Ocorrência de *Drosophila malerkotliana* Parshad e Paika, 1963, na América do Sul. *Ciência e Cultura* 29:716. 1977.
- SILVA, D.M.I.O. Levantamento taxonômico da fauna de Drosophilidae em ambientes de Floresta Atlântica e Caatinga do estado de Pernambuco, Brasil. (Dissertação de Mestrado). Recife. Universidade de Pernambuco. 2010.

SIMBERLOFF, D. Biological invasions – how are they affecting us and what can we do about them? *Western North American Naturalist* 61:308–315. 2001.

STECK, G.J. *Zaprionus indianus* Gupta (Diptera: Drosophilidae), a genus and species new to Florida and North America. <http://www.doacs.state.fl.us/pi/enpp/ento/zaprionusindianus.html>. 2005.

STURTEVANT, A.H. A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. *Psyche* 26:153–155. 1919.

STURTEVANT, A.H. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 5:488–500. 1920.

TIDON, R. & SENE, F.M. A trap that retains and keeps *Drosophila* alive. *Drosophila Information Service* 67:89. 1988.

TIDON, R., LEITE, D.F. & LEÃO, B.F.D. Impact of the colonization of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biological Conservation* 112:299–305. 2003.

VAN DER LINDE, STECK, G.J., HIBBARD, K., BIRDSLEY, J.S., ALONSO, L.M. & HOULE, D. First records of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae), a pest species on commercial fruits from Panama and the United States of America. *Florida Entomologist* 89:402–404. 2006.

VERMEIJ, G.J. An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78:3–9. 1996.

VILELA, C.R. & DESSEN, E.M.B. O gênero *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) no Território de Fernando de Noronha: dados preliminares. *Anais, XII Congresso Brasileiro de Zoologia, Campinas/SP*. 1985. pp.111.

VILELA, C.R. Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Drosophila Information Service* 82:37–38. 1999.

WOLFE, L.M. Why Alien invaders succeed: support for the escape–from–enemy hypothesis. *American Naturalist* 160:705–711. 2002.